

Sobre a gênese das tocas de tetrápodes do Paleozoico e Mesozoico

Paula Camboim DENTZIEN-DIAS¹, Ana Emilia Quezado de FIGUEIREDO² & Cesar Leandro SCHULTZ²

¹Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande. Av. Itália, Km 8, Carreiros, CEP 96201-900, Rio Grande, RS, Brasil. E-mail: pauladentzien@gmail.com.

²Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia. CEP 91.501-970, Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: aquezado@yahoo.com.br, E-mail: cesar.schultz@ufrgs.br.

Recebido em 01/2011 Aceito para publicação em 04/2012
Versão online publicada em 13/12/2012 (www.pesquisasemgeociencias.ufrgs.br)

Resumo - Este trabalho constitui uma revisão de dados sobre uma das áreas da icnologia de vertebrados menos estudada, referente às paleotocas. Apresenta um conjunto de informações que auxilia o reconhecimento e a classificação destes icnofósseis, com ênfase nos registros do Paleozóico e Mesozóico. As principais características que devem ser consideradas são a largura, altura, comprimento e a complexidade, fatores que podem ser influenciados pelo tipo de sedimento em que a toca foi escavada, bem como pelo clima, o hábito do animal e o motivo da escavação. Além disso, a diferença entre o sedimento que preencheu – parcial ou totalmente - a toca e a rocha circundante é fundamental para seu reconhecimento. Com base nestes parâmetros, são apresentados diferentes tipos de paleotocas, das mais simples às mais complexas, incluindo suas morfologias, características dos prováveis construtores e tafonomia.

Palavras-chave: tocas de tetrápodes, Paleozoico, Mesozoico.

Abstract - ON THE GENESIS OF TETRAPOD BURROWS FROM PALEOZOIC AND MESOZOIC. In this paper is exposed one of the least studied areas of the Vertebrate Ichnology, the burrows. A series of characteristics that helps the recognition and classification of burrows from the Paleozoic and Mesozoic are analyzed. The main characteristics that can be analyzed are width, height, length and their complexity are influenced by the sediment where the burrow was excavated as well as the climate, animal habit and the aim of the excavation influence in the complexity of the tunnel. Besides, the difference of – partial or total - infilling of the burrow with the host rock is essential to recognize them. Based on these data different types of paleoburrows are shown, from the most simple to the complexes, their characteristics along the fossil record, as well as morphology, their burrowers and the taphonomy of them.

Keywords: planning, master plan, ornamental rocks, sustainable development.

1. Introdução

Um grande número de vertebrados atuais possui hábitos fossoriais. Entretanto, relativamente poucos registros de tocas têm sido documentados para os estratos do Paleozoico e Mesozoico (Smith, 1987; Groenewald *et al.* 2001; Miller *et al.*, 2001; Damiani *et al.*, 2003; Varrichio *et al.*, 2007; Loope, 2006, 2008; Dentzien-Dias *et al.*, 2007, 2008; Colombi *et al.*, 2008; Martin, 2009; Bordy *et al.*, 2010; Modesto & Botha-Smith, 2010; Riese *et al.*, 2011). Segundo Voorhies (1975) esta escassez de registros é atribuída ao não reconhecimento destas estruturas nos sedimentos por parte dos pesquisadores, bem como à tendência de muitos animais fossoriais de evitar áreas de sedimentação ativa e ainda ao possível aumento evolucionário do hábito fossorial no Cenozoico, devido a mudanças

climáticas.

A construção de tocas é um exemplo de como os animais são adaptáveis aos ambientes em que eles vivem. Com esta estratégia, animais escavadores podem escapar das severas condições externas de ambientes muito áridos ou muito frios, por exemplo. As tocas também são usadas como refúgio contra predadores, dificultando a entrada destes – em função do tamanho - ou confundindo-os dentro das mesmas, por meio de sinuosidades do percurso – em geral feito sob condições de pouca iluminação - e de múltiplas saídas. Outra utilidade das tocas é facilitar o acesso seguro dos organismos escavadores à comida e água que precisam buscar na superfície, uma vez que diversas saídas proporcionam um alcance maior – e em segurança – aos diferentes locais onde estão os alimentos (Kinlaw, 1999).

Nesse contexto, o estudo das tocas fósseis de tetrápodes, em conjunto com o substrato no qual foram escavadas, fornece subsídios importantes para uma interpretação paleoambiental e paleoecológica (Hasiotis *et al.*, 2004), fornecendo, por exemplo, dados sobre o modo de vida dos animais e se eles possuíam um hábito gregário (Groenewald *et al.*, 2001).

Este trabalho tem como objetivo revisar a bibliografia disponível relacionada a paleotocas de tetrápodes do Mesozoico e Paleozoico, acrescentando dados e efetuando comparações entre as mesmas. O último trabalho deste tipo anteriormente realizado data da década de 70 (Voorhies, 1975), deixando, portanto, de abranger mais de 35 anos de novas descobertas.

2. Descrição das paleotocas de tetrápodes do Paleozoico e Mesozoico

2.1. Terminologia

Uma paleotoca é definida como uma estrutura biogênica similar a um túnel, feita por vertebrados (Bergqvist & Maciel, 1994). Crotovina, por sua vez, é uma paleotoca que foi, posteriormente, preenchida por sedimento. Ambas são estruturas de bioerosão continental e representam um local de moradia relativamente permanente (Buchmann *et al.*, 2009). Estas diferentes nomenclaturas, porém, foram criadas para diferenciar as tocas (preenchidas ou não) do Cenozoico. Como o objetivo deste trabalho são os icnofósseis do Mesozóico e Paleozóico e não existem tocas não preenchidas descritas para estes intervalos temporais, optamos por utilizar apenas o termo “toca” para todas as estruturas que serão aqui apresentadas.

Dentro das tocas, algumas das estruturas frequentemente identificadas são a câmara de giro (*turnaround*) e a câmara terminal (*living chamber*, *terminal chamber* ou simplesmente *chamber*) (Fig. 1). A câmara de giro é uma área mais ampla, normalmente no meio da toca, onde o animal pode fazer um retorno ou deixar outro animal da mesma colônia passar. A câmara terminal é uma expansão oval, ou redonda, no final do túnel, onde o animal, ou animais, normalmente repousam (Smith, 1987; Damiani *et al.*, 2003)

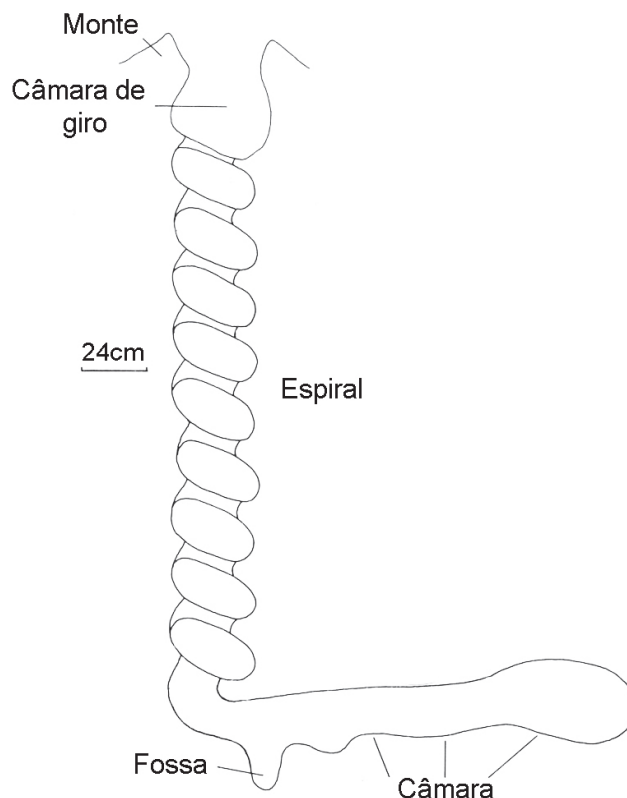


Figura 1. Terminologia usada para tocas, especialmente do tipo *Daimonelix* (modificado de Martin & Bennett, 1977).

2.2. Tamanho e arquitetura morfológica

Normalmente, em corte transversal, as tocas de vertebrados são elipsóides, mas também podem ser arredondadas (Fig. 2). Os tamanhos variam muito, principalmente conforme o tamanho do animal. Como norma, o tamanho da toca deve ser proporcional ao tamanho do produtor, uma vez que a minimização do diâmetro limita o gasto de energia da escavação (Laundre, 1989; Miller *et al.*, 2001). Os tamanhos das tocas de qualquer espécie dependem ainda do estado ontogenético em que os construtores das tocas se encontram, bem como de quanto tempo as tocas serão ocupadas (Miller *et al.*, 2001). Já foram encontradas tocas fósseis com diâmetros variando de 5 a 63 cm (Groenewald *et al.*, 2001; Loope, 2006, 2008). Tocás pequenas e simples costumam gerar discussões acerca de terem sido produzidas por vertebrados ou invertebrados. De fato, quando não se encontram marcas de garras e/ou restos do animal produtor associado à toca, é muito difícil afirmar qual foi o construtor da mesma.

O registro mais antigo de tocas de tetrápodes conhecido até o momento é do Permiano

Superior da África do Sul (Smith, 1987). Corresponde a tocas elípticas e espiraladas que foram denominadas como *Daimonelix* e atribuídas ao dicinodonte *Diictodon*, sendo que alguns espécimes deste táxon foram encontrados fossilizados dentro das tocas.

Muitas tocas encontradas entre o Permiano e o Jurássico apresentam uma base bilobada (Fig. 2) (Groenewald *et al.*, 2001; Miller *et al.*, 2001; Damiani *et al.*, 2003; Riese *et al.*, 2011). Segundo estes autores, esta base ondulada seria formada pelo constante tráfego dos animais dentro do túnel, prática esta que estaria relacionada ao hábito gregário do escavador, na maioria das vezes (quando foi possível identificar o construtor) representado por um Therapsida.

As tocas podem ser simples, com apenas um túnel, ou podem ser um sistema complexo de túneis interligados (Fig. 3). A maioria dos sistemas de tocas conhecidos é composta por túneis com poucos centímetros de largura e muitos metros de comprimento, possuindo diversas câmaras. Entretanto, alguns sistemas de tocas já foram encontrados no Jurássico Médio com 63 cm de diâmetro e até 305 cm de comprimento (Loope, 2006).

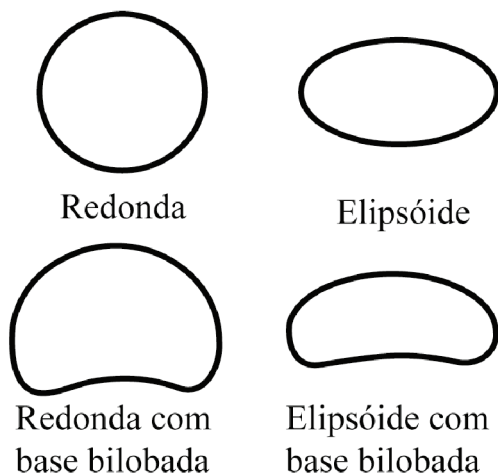


Figura 2. Formatos de tocas encontradas no registro.

As tocas coloniais são divididas em dois grupos (Voorhies, 1975). O primeiro tipo corresponde àquelas tocas que os animais usam como local para dormir, para se esconder, se reproduzir, para termorregulação e para armazenamento de comida (Groenewald *et al.*, 2001; Riese *et al.*, 2011). Estas tocas possuem uma ou mais entradas,

que ligam um ou mais túneis. Já o segundo tipo de tocas coloniais é o de uso perpétuo, com os ocupantes só emergindo ocasionalmente (Fig. 3). Estas estruturas podem ser muito elaboradas, mas sem entradas permanentes (Voorhies, 1975).

Normalmente, as tocas acabam em uma câmara terminal, que possui um formato oval (Fig. 4). O tamanho da câmara terminal depende do tamanho do animal e se a espécie era de hábitos gregários, uma vez que animais que vivem em comunidades podem utilizar uma mesma câmara concomitantemente (Voorhies, 1975).

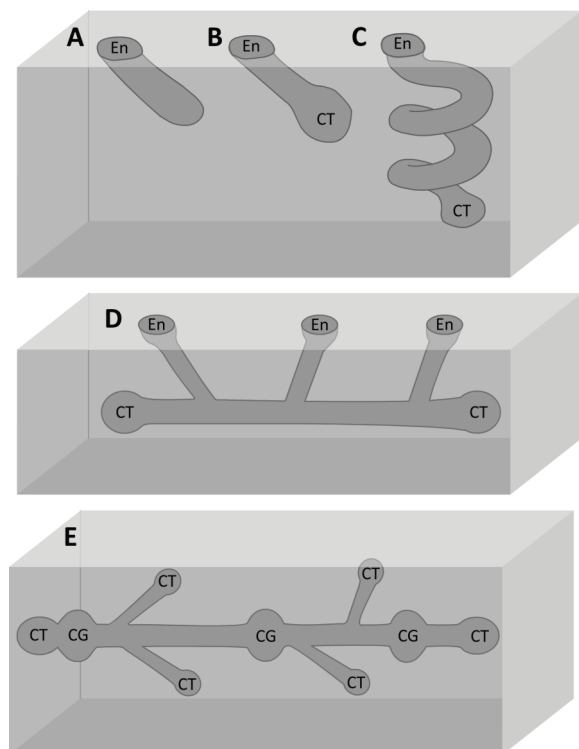


Figura 3. Reconstrução esquemática dos tipos de tocas: A. Toca simples sem câmara terminal; B. Toca simples com câmara terminal; C. Toca espiralada com câmara terminal; D. Toca complexa, com diversas entradas, câmaras terminais; E. Toca complexa com várias câmaras terminais e câmaras de giro, sem nenhuma entrada. Abreviações: CG, câmara de giro; CT, câmara terminal; En, entrada da toca.

Entretanto, nem todas as tocas de vertebrados acabam em câmaras terminais (Fig. 3) como indicado por Bordy *et al.* (2010) para tocas do Triássico Inferior da África do Sul. Estes autores mostraram uma série de tocas cilíndricas, sem nenhum tipo de câmara, cuja ausência foi interpretada como evidência de que a toca seria usada como um abrigo temporário, onde o animal provavelmente desceria de costas.

A complexidade das tocas também é limitada pelo solo no qual elas são construídas. Segundo

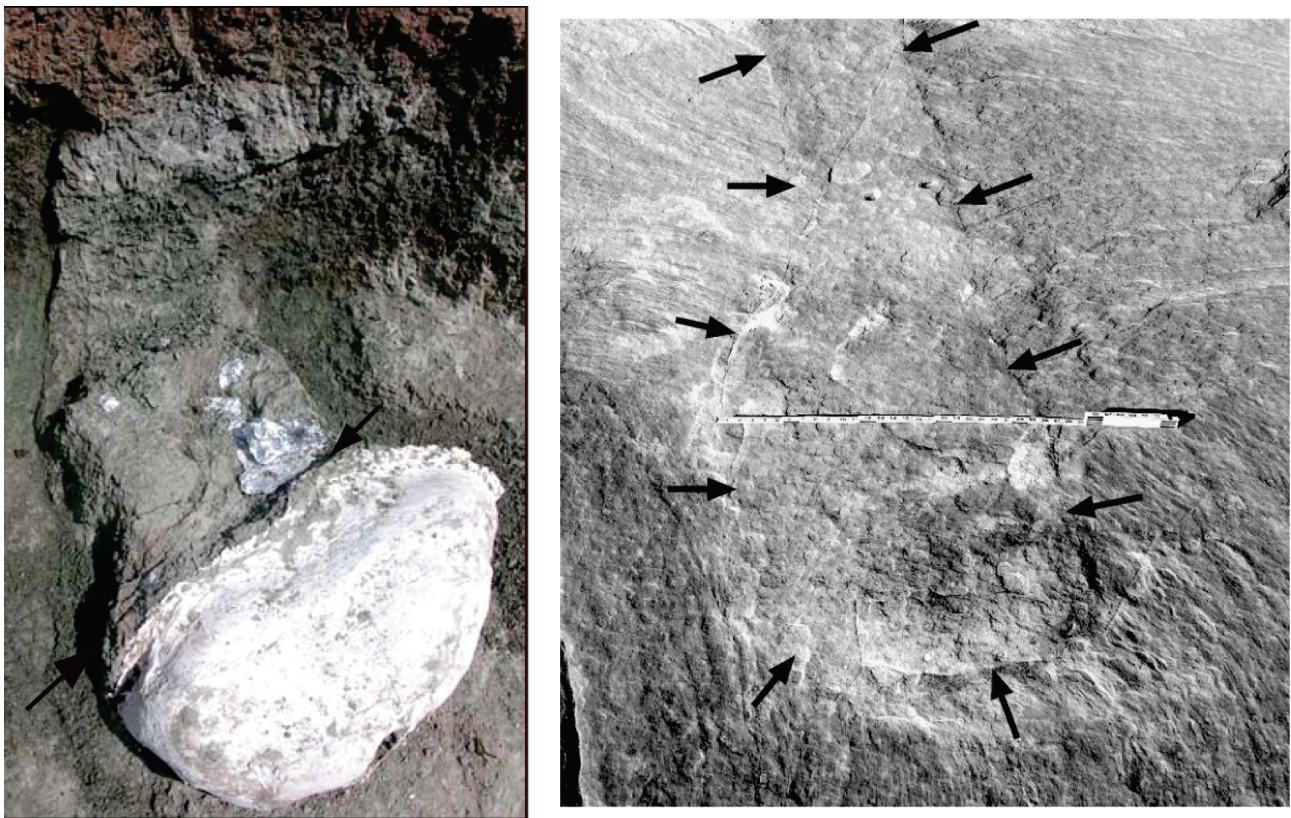


Figura 4. Câmaras terminais de tocas: A. Câmara de uma toca feita por um dinossauro em planície de inundação; a abertura (indicada por flechas) tem 32 cm de largura (modificado de Varrichio *et al.*, 2007); B. Câmara com 63 cm de largura, em duna eólica, as flechas limitam as margens da toca (modificado de Loope, 2006).

estudos atuais, sistemas de tocas construídos em solos arenosos tendem a ser menos complexos que os de solos argilosos (Laundre & Reynolds, 1994; Kinlaw, 1999). Gastal (1994) descreveu galerias atuais de roedores do gênero *Ctenomys* (incluindo medidas de largura, altura, comprimento da galeria principal e comprimento total). A autora observou que as galerias escavadas em solo mais compactado eram túneis quase verticais, enquanto aquelas feitas em solo mais arenoso eram inclinadas. Pearson *et al.* (1968) apontam que um mesmo animal pode construir túneis com montículos nas aberturas de saída e outros sem montículos como aberturas de alimentação.

Uma toca singular, encontrada no Triássico Inferior da África do Sul (Bordy *et al.*, 2010) apresenta argila nas bordas do túnel, escavado na areia. Os autores acreditam que esta argila pode ter sido colocada pelo animal nas paredes do túnel para manter a umidade interna da toca, uma vez que o clima era árido. Outra interpretação seria a de que isto serviria para “firmar” melhor as paredes.

2.3. Identidade do animal escavador

Encontrar restos fossilizados de um animal

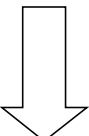
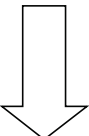
dentro de uma toca (Tabela 1) é uma ocorrência rara no registro e, mesmo quando isto ocorre, nem sempre o animal ali encontrado é o que escavou a mesma (Voorhies, 1975). Muitos animais aproveitaram tocas escavadas por outros e podem coabitar ou residir temporariamente nelas (Genise, 1989; Groenewald *et al.*, 2001; Varrichio *et al.*, 2007).

Um exemplo deste tipo vem do Triássico Inferior da África do Sul (Modesto & Botha-Smith, 2010). Restos esqueléticos de um dicinodonte juvenil (*Lystrosaurus*) foram encontrados dentro de uma toca, mas estavam incompletos e desarticulados. Além disso, o tamanho do animal era muito pequeno em relação ao tamanho da toca e a arquitetura desta era simples, do tipo das que costumam ser produzidas por tetrápodes carnívoros e não daquelas mais elaboradas já conhecidas para os dicinodontes. Este conjunto de circunstâncias levou os autores considerar esta toca como tendo sido construída por um carnívoro sinápsido, enquanto os restos de dicinodonte encontrados dentro dela pertenceriam à sua presa.

O principal procedimento para tentar identificar o construtor de uma toca é comparar a morfologia desta com a dos potenciais escavadores. Em tetrápodes atuais, características osteológicas que

Tabela 1. Características das tocas com seus construtores reconhecidos.

Autores	Smith, 1987	Groenewald et al. (2001)	Groenewald (1991)	Damiani et al. (2003)	Varrichio et al. (2007)
Idade	Permiano Superior	Triássico Inferior			Cretáceo Médio
Construtor da toca	Terápsidos	Tetrápodes			Dinossauro
Animal na toca?	Sim, <i>Diictodon</i>	Sim, <i>Lystrosaurus</i>	Sim, <i>Procolophon Lystrosaurus</i>	Sim, <i>Thrinaxodon</i>	Sim, Ornitópode
Arquitetura	Entrada inclinada e câmaras terminais conectadas por uma espiral helicoidal	Inclinada a com um padrão complexo em rede	Espiralada helicoidal	Inclinada. O chão da toca é bilobado	Inclinada e sinuosa
Orientação	-	Subhorizontal			-
Diâmetro	6-25 cm	5-55 cm			30-35 cm
Comprimento	Metros	Metros			Metros
Formato	Achatado biconvexo	Arredondado			Achatado
Câmara terminal	Presente	Presente			Presente
Bifurcações	Não	Sim			Não
Feições superficiais	Marcas de garras	Marcas de garras			-
Ambiente	Planície de inundação	Planície de inundação	Lacustre	Barras de rios tipo "braided";	Planície de inundação

Critérios para identificar os produtores de tocas terrestres	
<p>Mais Confiável</p> 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Fóssil completo do escavador preservado intacto dentro da toca. 2. A toca é muito semelhante à outra toca cujo produtor é conhecido e contém fragmentos esqueléticos do produtor. 3. A toca é muito semelhante em tamanho, arquitetura e marcas superficiais, a outras cujo produtor é conhecido e não se assemelha a tocas produzidas por outros animais.
<p>Confiável</p> 	<ol style="list-style-type: none"> 4. A toca é semelhante a outras cujo produtor é conhecido em duas ou três características e não é similar a outras tocas de outros animais. 5. A toca é semelhante a outras cujo produtor é conhecido em uma característica e não é semelhante a outras tocas de outros animais.
<p>Pouco Confiável</p>	<ol style="list-style-type: none"> 6. A toca é muito semelhante em tamanho, arquitetura e marcas superficiais a outras cujo produtor é conhecido, entretanto, também é semelhante às de outros animais. 7. A toca é semelhante a tocas construídas por diferentes animais em mais de uma característica.

Quadro 1. Critérios para identificar os construtores de tocas terrestres e para avaliar a possibilidade de identificação dos mesmos (modificado de Miller *et al.*, 2001).

indicam hábito escavador incluem membros pequenos, úmero com processo olécrano desenvolvido, crânio reduzido, focinho largo, entre outros (Varrichio *et al.*, 2007). Entretanto, os primeiros tetrápodes encontrados dentro de tocas ainda não

possuíam algumas (ou nenhuma) destas características (Damiani *et al.*, 2003). Provavelmente essas mudanças osteológicas só se tornaram mais conspícuas no final do Mesozóico (Varrichio *et al.*, 2007).

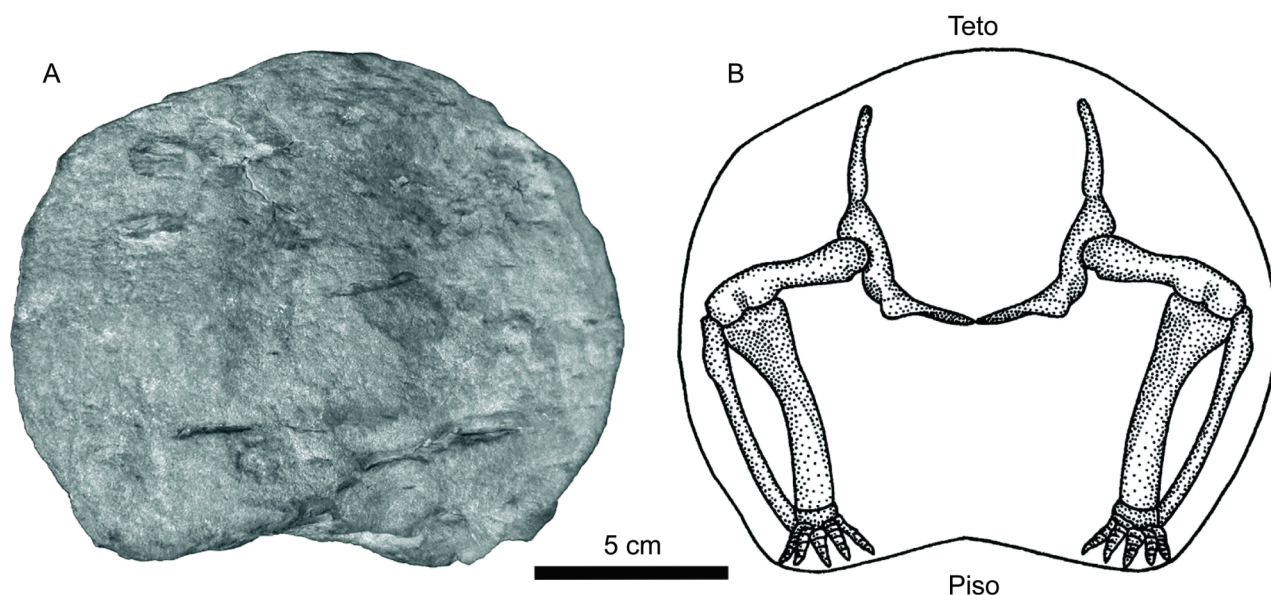


Figura 5. Molde da toca do cinodonte *Thrinaxodon liorhinus*: A. Seção mostrando a base da toca com duas ondulações; B. Reconstrução interpretativa, mostrando a relação entre o formato do molde da toca com a pélvis e os membros traseiros (modificado de Damiani *et al.* 2003).

A arquitetura das tocas está relacionada mais com a função das mesmas do que com o animal escavador, apesar de ser influenciada pelas características do substrato (Laundre & Reynolds, 1994). Entre os escavadores modernos, tocas simples, com pouca inclinação, terminando em uma câmara, são características de animais que usam a toca somente para abrigo (Reichman & Smith, 1987). Este padrão simples é encontrado nas tocas construídas por répteis atuais, como lagartos e crocodilos. Já as tocas muito complexas, com bifurcações e muitos túneis, são construídas, atualmente, por mamíferos que passam toda vida dentro delas.

Damiani *et al.* (2003) comprovaram que a morfologia e tamanho das tocas por eles descritas eram condizentes com o tamanho e a postura do cinodonte *Thrinaxodon liorhinus*, encontrado em seu interior (Fig. 5).

As tocas de animais escavadores permitem que estes escapem de condições ambientais adversas, por meio do microambiente criado dentro das mesmas (Voorhies, 1975; Miller *et al.*, 2001; Varrichio *et al.*, 2007). A morfologia e a complexidade das tocas podem oferecer proteção adicional contra predadores em potencial, que podem ser impedidos de entrar devido ao diâmetro, profundidade

e comprimento da toca (Laundre, 1989). Tocas complexas e sinuosas também podem desorientar e confundir o predador que está caçando dentro das mesmas pela primeira vez (Bronner, 1992).

Martin (2009) descreveu tocas do Grupo Otway (Albiano) da Austrália e as correlacionou com as tocas descritas para o único dinossauro escavador conhecido, *Oryctodromeus cubicularis*, do Cretáceo Superior dos Estados Unidos (Varrichio *et al.*, 2007). A correlação destas tocas com o provável produtor foi feita devido à grande similaridade de tamanho entre o esqueleto de espécimes deste táxon com o diâmetro das tocas e à morfologia de seus membros anteriores, com nítidas adaptações para a escavação.

2.4. Tafonomia

Tocas de tetrápodes paleozoicos e mesozoicos têm sido escavadas em diferentes sedimentos e ambientes, incluindo siltitos de planícies de inundação (Miller *et al.*, 2001; Damiani *et al.*, 2003; Varrichio *et al.*, 2007; Sidor *et al.*, 2008), areias de dunas eólicas (Loope, 2006, 2008; Dentzien-Dias *et al.*, 2007, 2008) e areias de barra de canal (Groenewald *et al.*, 2001).

Normalmente, as tocas são preenchidas por um sedimento diferente daquele no qual elas foram escavadas. Sidor *et al.* (2008) descreveram tocas na Antártica, escavadas em argila, que foram preenchidas por areia. Em alguns casos, as tocas são preenchidas por dois ou mais sedimentos diferentes (Varrichio *et al.*, 2007). Nestes casos, a diferença litológica facilita sobremaneira a visualização das mesmas pelos paleontólogos. Por outro lado, tocas encontradas em dunas eólicas (Dentzien-Dias *et al.*, 2007, 2008; Loope, 2006, 2008) tendem a ser preenchidas pela mesma areia das dunas, o que dificulta o seu reconhecimento. Entretanto, a areia do preenchimento normalmente não apresenta estratificação ou, quando isto ocorre, possui um arranjo diferente da rocha circundante, de modo que as tocas se ressaltam na estratificação do pacote.

Tocas escavadas em dunas eólicas podem ser também parcialmente preenchidas por blocos estratificados de areia colapsados do teto da mesma.

No Triássico Inferior da África do Sul foram encontradas tocas que foram escavadas em sedimentos finos no topo e em areia na base (Bordy *et al.*, 2010). Acredita-se que os animais que construíram essas tocas aproveitariam o frescor que a areia, em subsuperfície, proporciona num ambiente árido, como o que se ocorreria durante o Cretáceo da África do Sul (Bordy *et al.*, 2010). Em algumas tocas, é possível observar marcas das garras, ou dos dentes incisivos, dos animais que as escavaram (Martin & Bennett, 1977; Sidor *et al.*, 2008) (Fig. 6). Em alguns casos, a erosão pode facilitar a visualização destas marcas de escavação, mas em outros pode destruí-las.



Figura 6. Marcas de garras na superfície superior de um molde de toca *ex situ* (modificado de Miller *et al.*, 2001)

Em algumas situações, tocas podem ser encontradas *ex situ*, uma vez que o sedimento no qual as mesmas foram construídas foi erodido (Fig. 6), mas o preenchimento fica preservado. A diferença litológica entre o sedimento encaixante e aquele que preencheu a toca pode levar a esta erosão diferencial, deixando somente o molde da toca (Miller *et al.*, 2001; Groenewald *et al.*, 2001).

Dependendo do sedimento em que a toca foi escavada, pode ocorrer compactação, modificando o formato da toca (Sidor *et al.*, 2008). Entretanto, não se conhecem, até o momento, exemplos de alterações drásticas no formato e medidas das tocas devido a este fenômeno.

3. Conclusões

Os icnofósseis, especialmente as tocas, são uma ferramenta extremamente útil na interpreta-

ção paleoecológica de muitos animais. Em alguns ambientes sedimentares, como dunas eólicas, onde é difícil se encontrar restos corporais, as tocas indicam que, mesmo em sedimentos friáveis, os animais conseguiam construir abrigos para evitar o clima severo e fugir de predadores. Mesmo em outros ambientes não tão restritivos, as tocas são usadas para as mais diferentes finalidades, como um modo de alcance seguro ao alimento, local de moradia (eventual ou permanente), refúgio contra predadores, etc. Normalmente, porém, a função da toca abrange mais de um motivo.

Diferenças sedimentares entre a rocha matriz e o preenchimento da toca ajudam no reconhecimento das mesmas. Contrariamente, uma grande quantidade de tocas deixa de ser reconhecida pela ausência de uma diferença nítida entre a rocha circundante e o preenchimento, especialmente se o observador não for treinado na identifi-

identificação destas estruturas. Por isto mesmo, acredita-se que esse seja o motivo pelo qual somente nas últimas décadas aumentou a quantidade de tocas que passaram a ser reconhecidas em diferentes estratos ao redor do mundo, correspondendo ao aumento de pesquisadores especializados em icnologia.

O hábito fossorial desenvolvido pelos tetrápodes, desde o Permiano, permitiu que os mesmos pudessem escapar de condições ambientais adversas como secas e mudanças extremas de temperatura, sazonal ou diária, e ainda pudessem habitar diferentes ambientes, como montanhas, desertos e regiões polares. Nesse contexto, ganham relevância as hipóteses que propõem que muitos grupos de tetrápodes conseguiram escapar das grandes extinções ocorridas desde o Permiano (inclusive a maior de todas, no limite P-T) devido justamente à habilidade de escavar tocas.

Agradecimentos - Ao CNPq (Conselho Nacional de Pesquisa) pelas bolsas de doutorado de PCD-D e AEQF. Este trabalho fez parte da Tese de Doutorado em Geociências de PCD-D desenvolvida no Programa de Pós-graduação em Geociências, UFRGS.

Referências

- Bergqvist, L.P. & Maciel, L. 1994. Icnofósseis de mamíferos (crotovinas) na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 66(22): 189-197.
- Bordy, E.M., Sztanó, O., Rubidge, B.S. & Bumby, A. 2010. Early Triassic vertebrate burrows from the Katberg Formation of the south-western Karoo Basin, South Africa. *Lethaia*, 44(1): 33-45.
- Bronner, G.N. 1992. Burrow systems characteristics of seven small mammal species (Mammalia: Insectivora; Rodentia; Carnivora). *Koedoe*, 35(1): 125-128.
- Buchmann, F.S., Lopes, R.P., Caron, F. 2009. Icnofósseis (Paleotocas e Crotovinas) atribuídos a Mamíferos Extintos no Sudeste e Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12(3): 247-256.
- Colombi, C.E., Jofré, C., Currie, B.S. 2008. Large-diameter burrow in the Upper Triassic Ischigualasto Formation, Northwestern Argentina. *Ameghiniana*, 45(4): 795-799.
- Damiani, R., Modesto, S., Yates, A., Neveling, J. 2003. Earliest evidence of cynodont burrowing. *Proceedings of the Royal Society of London, series B*, 270: 1747-1751.
- Dentzien-Dias, P.C., Schultz, C.L., Scherer, C.M.S., Lavina, E.L. 2007. The trace fossil record from Guar´a Formation (Upper Jurassic?), Southern Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 65(4): 585-600.
- Dentzien-Dias, P.C., Schultz, C.L., Bertoni-Machado, C. 2008. Taphonomy and paleoecology inferences of vertebrate ichnofossils from Guar´a Formation (Upper Jurassic), southern Brazil. *Journal of South American Earth Science*, 25 (2): 196-202.
- Gastal, M.L.A. 1994. Densidade, razão sexual e dados biométricos de uma população de *Ctenomys minutus* Nehring, 1887 (Rodentia, Caviomorpha, Ctenomyidae). *Iheringia, sér. Zool.*, 75: 25-33
- Genise, J.E. 1989. Las cuevas de *Actenomys* (Rodentia, Octodontidae) de la Formación Chapadmalal (Plioceno superior) de Mar del Plata y Miramar (provincia de Buenos Aires) *Ameghiniana*, 26: 33-42.
- Groenewald, G.H., Welman, J., Maceachern, J.A. 2001. Vertebrate burrow complexes from the Early Triassic *Cynognathus* Zone (Dreikoppen Formation, Beaufort Group) of the Karoo Basin, South Africa. *Palaios*, 16(2): 148-160.
- Hasiotis, S.T., Wellner, R.W., Martin, A.J., Demko, T.M. 2004. Vertebrate Burrows from Triassic and Jurassic Continental Deposits of North America and Antarctica: Their Paleoenvironmental and Paleoecological Significance. *Ichnos*, 11: 103-124.
- Kinlaw, A. 1999. A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *Journal of Arid Environments*, 41(2): 127-145.
- Laundre, J.W. 1989. Horizontal and vertical diameter of burrows of five small mammal species in southeastern Idaho. *Great Basin Naturalist*, 49: 646-649.
- Laundre, J.W., Reynolds, T.D. 1994. Effects of soil structure on burrow characteristics of five small mammal species. *Great Basin Naturalist*, 53: 358-366.
- Loope, D.B. 2006. Burrows dug by large vertebrates into rain-moistened, Middle Jurassic dune sand. *Journal of Geology*, 115: 753-762.
- Loope, D.B. 2008. Life beneath the surfaces of active Jurassic dunes: Burrows from the Entrada Sandstone of south-central Utah. *Palaios*, 23 (6): 411-419.
- Martin, A.J. 2009. Dinosaur burrows in the Otway Group (Albian) of Victoria, Australia, and their relation to Cretaceous polar environments: *Cretaceous Research*, 30 (5): 1223-1237.
- Martin, L.D., Bennett, D.K. 1977. The burrows of the Miocene beaver *Palaeocastor*, western Nebraska, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 22 (3): 173-193.
- Miller, M. F., Hasiotis, S. T., Babcock, L. E., Isbell, J. L., Collinson, J. W. 2001. Tetrapod and large burrows of uncertain origin in Triassic high paleolatitude floodplain deposits, Antarctica. *Palaios*, 16 (3): 218-232.
- Modesto, S.P., Botha-Brink, J. 2010. A burrow cast with *Lystrosaurus* skeletal remains from the Lower Triassic of South Africa. *Palaios*, 25 (4): 274-281.

- Pearson, A. M., Purchas, R.W. & Reineke, E.P. 1968. Theory and potential usefulness of body density as a predictor of body composition. *In: National Academy of Sciences. Body composition in animals and man. Washington: p.153-169.*
- Reichman, O.J., Smith, S.C. 1987. Burrows and burrowing behavior by mammals. *Current Mammalogy, 2: 197-235.*
- Riese, D.J., Hasiotis, S.T., Odier, G.S. 2011. Synapsid burrows and associated trace fossils in the Lower Jurassic Navajo Sandstone, southeastern Utah, U.S.A., indicates a diverse community living in a wet desert ecosystem. *Journal of Sedimentary Research, 81(4): 299-325.*
- Sidor, C.A., Miller, M.F., Isbell, J.L. 2008. Tetrapod burrows from the Triassic of Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology, 28(2): 277-284.*
- Smith, R.H. 1987. Helical burrow casts of therapsid origin from the Beaufort Group (Permian) of South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 60: 155-170.*
- Varricchio, D. J., Martin, A. J., Katsura, Y. 2007. First trace and body fossil evidence of a burrowing, denning dinosaur. *Proceedings of Royal Society Bulletin, 274: 1361-1368.*
- Voorhies, M. R. 1975. Vertebrate burrows. *In: Frey, R. W. (Ed.). The study of trace fossils. New York, Springer, p. 325-350.*

